

Herkunft und frühe Evolution der Gattung *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia)

VON G. RABEDER

Institut für Paläontologie der Universität Wien

Eingang des Ms. 10. 3. 1986

Abstract

Origin and early evolution of Microtus (Arvicolidae, Rodentia)

From the earlier evolution of the species *Microtus*, well known from the Early Pleistocene, conclusions are drawn for its phylogenetic ancestor in the root-toothed genus *Mimomys*. Following the principles of morphodynamic, explained here, it can be shown that the high polymorphy of the molar's chewing-surfaces had its origin already in *Mimomys tornensis*. The origin of the rootlessness, the changes of the triangle-form and of the patterns of enamel are also discussed and explained.

Einleitung

Zu den auffälligsten Ereignissen der pleistozänen Faunengeschichte gehört das plötzliche Massenaufreten von *Microtus* in den Kleinsäuger führenden Fundstellen des Altpleistozäns. Während die ältesten Wühlmausformen des Pleistozäns durch Gattungen mit bewurzelten Molaren (*Mimomys*, *Borsodia*, *Cseria*, *Pliomys*, *Ungaromys*, *Clethrionomys*) geprägt werden, dominieren ab der Basis des Bihariums immer mehr wurzellose Molaren mit reichlich Zement in den Synklinalen; sie gehören der Gattung *Microtus* s. l. an, die im Laufe des mittleren und jüngeren Quartärs die anderen Arvicolidengruppen als Konkurrenten zurückdrängt und heute z. B. in Europa dominiert (24 *Microtus*arten gegenüber 6 anderen Wühlmausarten!).

Die Molarenkaufflächen dieses frühen *Microtus* sind deutlich weniger kompliziert gebaut als die Occlusalflächen der jungpleistozänen und rezenten *Microtus*-Vertreter, was für KORMOS (1932) der Grund war, eine eigene Gattung, *Allophaiomys*, zu errichten. Das plötzliche Auftreten dieses primitiven Vorfahren von *Microtus*, das man von Europa über Asien bis nach Nordamerika verfolgen kann, wurde daher als „*Allophaiomys*-Horizont“ oder „*Allophaiomys*-event“ bezeichnet und in seiner biostratigraphischen Bedeutung mit der „E-L-E-Grenze“ (Erstaufreten von *Equus*, *Leptobos* und *Elephas* im Oberpliozän) verglichen.

Eine Begründung für das plötzliche Auftreten von *Microtus* versuchen 2 Hypothesen zu geben:

1. Die Asien-Hypothese erklärt den *Allophaiomys*-Horizont als Immigrationsgrenze; *Microtus* sei aus einem unbekanntem Refugium in Innerasien, wo er sich im Laufe des Oberpliozäns und des ältesten Pleistozäns aus wurzelzahnigen Arvicoliden entwickelt habe, nach Europa und Nordamerika gelangt.
Diese Hypothese wird auch heute noch von vielen Autoren (z. B. FEJFAR und HEINRICH 1981) vertreten.
2. Die alternative Ansicht kann als „Europa-Hypothese“ bezeichnet werden. Nach ihr ist *Microtus* auf eine autochthon in Europa und Westasien entstandene *Mimomys*-Linie zurückzuführen.

Diese Ansicht hat als erster KORMOS (1932: 334) vertreten, indem er eine Abstammung von *Mimomys pusillus* vermutete. Diese Möglichkeit ist wegen der völlig anderen Kauflächenform des M^2 und M^3 nicht akzeptierbar.

Der Lösung wesentlich näher war CHALINE (1972: 88) mit seiner Vermutung, daß die Stammform von *Microtus* in einer *Mimomys*-art zu suchen ist, die in der polnischen Fundstelle Kamyk neben „*Allophaiomys*“ auftritt, die aber von CHALINE irrtümlicherweise zu *Mimomys lagurodontoides* gestellt wurde, der nach FEJFAR und HORACEK (1983) jedoch eine *Borsodia*-art ist.

Durch das Studium der Arvicoliden von Deutsch-Altenburg (RABEDER 1981) kam ich zu der Vermutung, daß *Microtus* von *Mimomys tornensis* abzuleiten ist. Das überaus reiche Arvicolidenmaterial von Schernfeld erlaubt es nun, diese Vermutung zu bestätigen.

Durch eine breit angelegte morphogenetische Analyse wird im folgenden bewiesen, daß *Microtus* tatsächlich in einer europäischen *Mimomys*-gruppe wurzelt. Dabei soll sich die Beweisführung nicht darauf beschränken, sog. „Synapomorphien“ für *Microtus* und *Mimomys tornensis* herauszuarbeiten, weil sich gezeigt hat, daß bei den Arvicoliden-Molaren alle abgeleiteten Merkmale parallel in verschiedenen Linien entstehen können. Vielmehr soll versucht werden, den morphodynamischen Prozessen nachzuspüren, die das beide Formen verbindende Zeit-Form-Kontinuum bestimmen.

Material und Methode

Das für diese Studie zur Verfügung stehende Material stammt aus dem Plio-Pleistozän von Österreich, Bayern und Jugoslawien. Statistisch verwertbare Mengen an isolierten Molaren und Kiefern lagen von folgenden Arten und Fundstellen vor (s. Abb. 11):

Mimomys tornensis Janossy & Van der Meulen, 1975 aus der Spaltenfüllung von Schernfeld (Bayern), s. DEHM (1962) und HELLER (1967), geol. Alter: Jung-Villanyium, *Mimomys pitomyoides*-Zone.

Microtus pliocaenicus (Kormos, 1930) aus Deutsch-Altenburg 2 C₁ und 30 A (Niederösterreich), geol. Alter: Biharium, Betsium, *Microtus pliocaenicus*-Zone, s. RABEDER (1981), MAIS und RABEDER (1984).

Microtus praehintoni Rabeder, 1981 aus Deutsch-Altenburg 4 B (Niederösterreich), geol. Alter: Biharium, Betsium, *Microtus praehintoni*-Zone, s. RABEDER (1981), MAIS und RABEDER (1984).

Microtus thenii Rabeder, 1984 aus Podumci (Dalmatien, Jugoslawien), geol. Alter: Biharium, Montepeglium, s. MALEZ und RABEDER (1984).

Material von beschränktem Umfang lag von weiteren österreichischen Lokalitäten vor:

Mimomys tornensis aus Stranzendorf K und L (Niederösterreich), geol. Alter: Alt-Villanyium, *Mimomys jota*-Zone, RABEDER (1981).

„*Microtus*“ *deucalion* als Deutsch-Altenburg 10 (Niederösterreich), geol. Alter: Jung-Villanyium, *Mimomys pitomyoides*-Zone, RABEDER (1981).

Microtus hintoni Kretzoi, 1941 und *Microtus superpliocaenicus* Rabeder, 1981 aus Deutsch-Altenburg 4 A, geol. Alter: Biharium, Montepeglium, *Microtus „nutiensis“*-Zone, RABEDER (1981, 1984).

Außerdem wurden zum Vergleich Kiefer und Molaren von *Microtus arvalinus* Hinton und *Microtus arvalidens* Kretzoi aus dem Mittelpleistozän von Hundsheim (RABEDER 1972) sowie von *Microtus arvalis*, rezent, herangezogen.

Arvicolidenreste sind meist die dominierenden Elemente in den plio-pleistozänen Kleinsäugerfaunen Europas. Meist liegen nur isolierte Zähne, seltener ganze Kiefer oder gar ganze Schädel vor. Für taxonomische, systematische und phylogenetische Fragen werden ausschließlich die merkmalsreichen Molaren herangezogen, weil an ihnen eine überaus rasche Evolution zu erkennen ist, während andere überlieferte Merkmalsträger wie z. B. Incisivi oder postcraniale Elemente kaum Formveränderungen seit dem Pliozän erkennen lassen.

Den oft massenhaft auftretenden *Microtus*-Molaren sind zwei Besonderheiten eigen, die eine Beantwortung systematischer und phylogenetischer Fragen äußerst erschweren oder überhaupt verhindern:

1. Wie auch bei allen anderen Arvicolidengruppen wird die Evolution durch zahlreiche Parallelentwicklungen geprägt, indem fast alle Merkmalskomplexe parallel in verschiedenen phylogenetischen Linien evolvieren, so daß viele Strukturen auf verschiedenen Wegen zustande gekommen sind.

2. Die Kauflächenbilder der *Microtus* Molaren, insbesondere der M_1 und M^3 , zeigen eine enorme morphologische Variabilität, der mit herkömmlichen Methoden der Taxonomie nicht beizukommen ist.

Für die Phylogenetik solcher hochpolymorphen und durch Parallelismen geprägten Fossilpopulationen sind statische Betrachtungsweisen nicht ausreichend. An ihre Stelle hat ein dynamisches Konzept zu treten, das nicht nur die beschriebenen Merkmale und ermittelten Daten berücksichtigt und bewertet, sondern auch die formverändernden Prozesse selbst, d. h. ihren Modus, ihre Geschwindigkeit, ihre Richtung und ihre Ursachen. Mit anderen Worten: Stammesgeschichtliche Zusammenhänge werden nicht nur nach der Bewertung einzelner Merkmale rekonstruiert, sondern nach dem gesamten erfassbaren Teil des Form-Zeit-Kontinuums, das zwei oder mehrere aufeinanderfolgende Taxa verbindet. Bei dieser Betrachtungsweise präsentiert sich die Evolution als Veränderung bzw. Verschiebung von Variabilitäten.

Die an Arvicoliden und Ursidenzähnen (RABEDER 1981, 1983, 1984) entwickelten Methoden (morphogenetische Analyse, quantitative Morphogenetik) sollen hier unter dem Ausdruck „Morphodynamik“ zusammengefaßt und beschrieben werden.

Ergebnisse und Diskussion

Unter Morphodynamik verstehe ich die Beschreibung und quantitative Erfassung sowie die funktionsmorphologische Deutung aller formverändernden Prozesse, die – als wahrnehmbare Erscheinungen der Evolution – das Form-Zeit-Kontinuum zwischen zwei „Fossilpopulationen“ prägen, wobei der Schwerpunkt der morphodynamischen Untersuchung in der Quantifizierung morphologischer Variabilitäten liegt.

Fossilpopulationen sind die kleinste Einheit, an denen morphodynamische Prozesse studiert werden können; sie bestehen aus einer (möglichst großen) Anzahl von Fossilien, die aus einer Fundschicht stammen und für die eine artliche Zusammengehörigkeit angenommen wird. Derartige Annahmen sind zunächst nicht mehr als Arbeitshypothesen und sollen daher möglichst oft auf ihren Wahrheitsgehalt überprüft werden.

In Analogie zur Chronospecies hat eine Fossilpopulation (man könnte sie auch Chrono-Population nennen) eine zeitliche Komponente, die sie von einer Rezent-Population unterscheidet, nämlich die Ablagerungszeit der Fundschicht.

Obwohl morphodynamische Prozesse nur einen sehr kleinen Ausschnitt der Evolution umfassen, da z. B. die Merkmale der Weichteilanatomic oder der Physiologie und Ethologie meist von der Fossilüberlieferung ausgeschlossen sind, ist die Morphodynamik in ihrer Bedeutung für die Phylogenetik nicht hoch genug einzuschätzen, weil einzig und allein sie die historischen Dokumente und Beweise für den Ablauf der Evolution erbringen kann.

Im Unterschied zu typologischen Konzepten, die trotz aller Kritik auch heute noch für viele Phylogenien die Grundlage bilden, untersucht und beschreibt die Morphodynamik nicht nur Einzelexemplare, sondern die Gesamtheit der überlieferten Merkmale an einer möglichst großen Zahl von Merkmalsträgern. Dabei werden die Variabilitäten genauso wie Merkmalskomplexe beschrieben, bewertet und nach Möglichkeit auch funktionsmorphologisch gedeutet.

Phylogenetische Zusammenhänge können nur dann behauptet werden, wenn für alle Merkmale, Variabilitäten und Merkmalshäufigkeiten der morphodynamische Fluß bekannt, belegbar und möglichst auch deutbar ist, d. h. das Form-Zeit-Kontinuum muß zumindest in groben Zügen erkennbar sein.

Das morphodynamische Konzept steht auch im starken Kontrast zur sog. phylogenetischen Systematik HENNIGS, auch Kladistik genannt, indem es die Bedeutung von Synapomorphien praktisch in Frage stellt. Gerade am Beispiel der Arvicoliden läßt sich zeigen, daß es kaum apomorphe Merkmale gibt, die nicht als Parallelevolutionen mehrmals in verschiedenen Linien entstanden sind. Mit den Parallelismen wird ein sehr wunder Punkt der Kladistik berührt. Ein zweiter liegt in der dogmatischen Forderung, daß taxonomische bzw. systematische Grenzen prinzipiell nur an der Basis von Kladogenesen zu ziehen sind. Im folgenden kann gezeigt werden, daß ein Merkmal wie die Wurzellosigkeit der Molaren

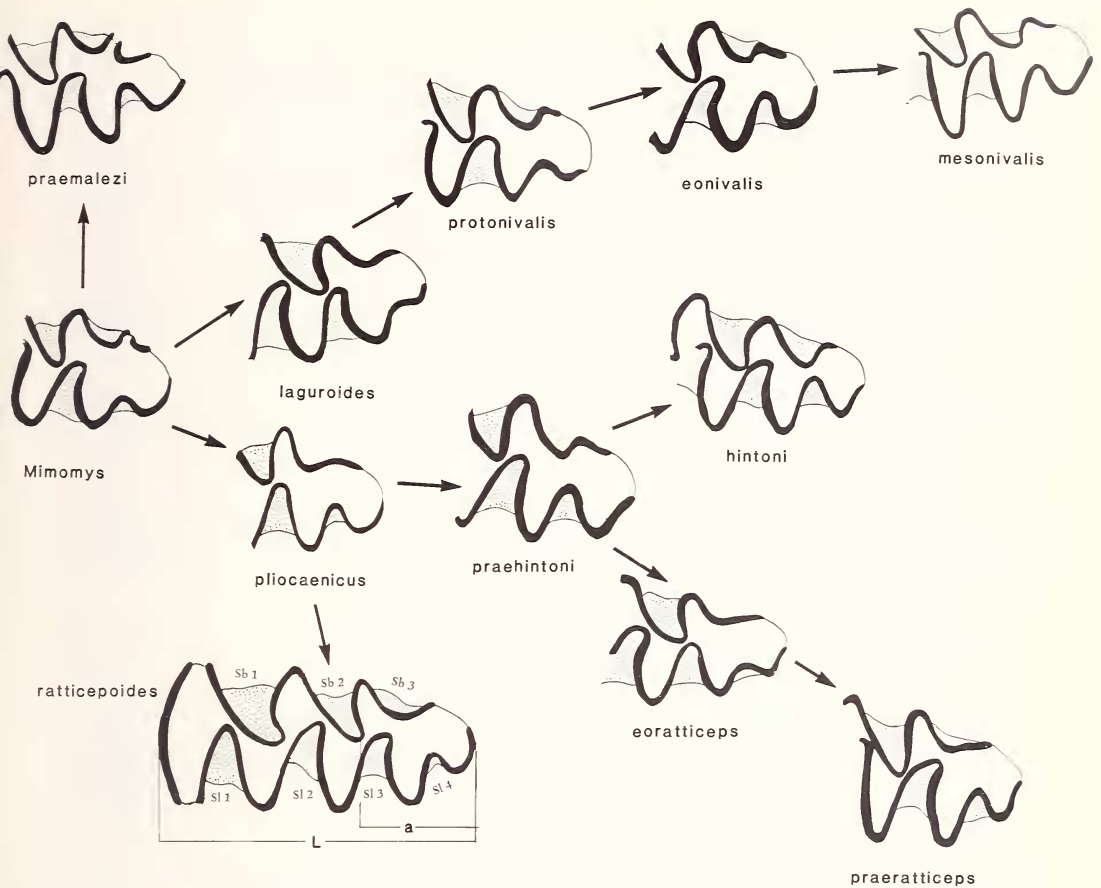


Abb. 1. Morphodynamisches Schema des M_1 -Anteroconids (sin.) von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld. Abk.: Sl 1, Sl 2, Sl 3, Sl 4 = Lingualsynklinalen 1 bis 4; Sb 1, Sb 2, Sb 3 = Buccalsynklinalen 1-3; Ab 4 = 4. Buccalantiklinale; a = Länge des Anteroconidkomplexes. L = Länge des M_1

einerseits als Gattungskriterium sehr wohl berechtigt ist, weil es biologische und funktionsmorphologische Veränderungen von tiefgreifender Wirkung verursacht, und andererseits in einer allmählichen (graduellen) Transformation zustandekommt und nicht in einer Kladogenese.

Nun zur morphodynamischen Methodik; sie läßt sich in folgende z. T. hintereinander, z. T. aber auch nebeneinander zu vollziehende Schritte gliedern.

1. Definition von Morphotypen, indem die Variabilität in ihrer ganzen Breite in morphologische Klassen zerlegt wird. Die Morphotypen werden mit Buchstaben oder Buchstaben-Zahlen-Kombinationen bezeichnet oder mit historischen Artnamen benannt.
2. Morphodynamisches Schema (Abb. 1). Die erfaßten und definierten Morphotypen werden nach einem Schema geordnet, das funktionsmorphologischen Überlegungen und Kenntnissen entspricht. Dabei spielen die Übergangsformen zwischen zwei Morphotypen eine wichtige Rolle, indem sie den „morphodynamischen Weg“ anzeigen können, den die Evolution einschlägt. Bei der Erstellung des morphogenetischen Schemas fließen schon Erkenntnisse des 3. und 4. Schrittes ein.
3. Morphotypenfrequenzen. Durch die Auszählung der Häufigkeiten, mit denen die Morphotypen auftreten (Zwischenformen werden je zur Hälfte den benachbarten

- Morphotypen zugerechnet), erhält jede Fossilpopulation ein charakteristisches Morphotypenspektrum. Wie wir nun aus mehreren Profilen wissen, unterscheiden sich verschieden alte Fossilpopulationen z. T. sehr deutlich in ihren Morphotypenfrequenzen, indem die jüngeren Faunen Frequenzverschiebungen zugunsten von Morphotypen erkennen lassen, die funktionsmorphologisch als höher evoluiert anzusehen sind.
4. Frequenzvergleich. Aus dem Vergleich der Morphotypenspektren läßt sich die Morphodynamik als Verschiebung von Frequenzen erkennen. Um nicht einem circulus vitiosus zu erliegen, ist es notwendig, relative oder absolute chronologische Daten in die Untersuchung einzubeziehen. Ideal sind natürlich Profile mit mehreren übereinander liegenden Fundschichten. Bei Beachtung dieser Einschränkung kann für jede Fossilpopulation das Evolutionsniveau bestimmt werden.
 5. Phylogenetische Schlußfolgerungen. Stammesgeschichtliche Schlüsse stützen sich auf das Prinzip, daß einmal eingeschlagene morphodynamische Prozesse beibehalten werden, so lange die sie auslösenden funktionsmorphologischen Zwänge weiterwirken. Je besser die Morphodynamik bzw. das Form-Zeit-Kontinuum einer Fossilgruppe innerhalb eines Zeitabschnittes bekannt ist, desto aussagekräftiger sind Schlüsse über Fossil-lücken hinweg. Im Falle von *Microtus* schließen wir aus seiner gut bekannten Evolutionsgeschichte im Altpleistozän auf seine pliozäne oder altpleistozäne Stammgruppe. Dieser Schluß ist besonders dadurch relevant, daß mehrere voneinander unabhängige Merkmalsträger (M_1 , M^2 , M^3 , Kaufläche, Schmelzstrukturen, Triangelform etc.) gleichsinnige Frequenzverschiebungen erkennen lassen.

M_1 -Kaufläche

Die Morphodynamik der M_1 -Kaufläche von *Microtus* aus dem Biharium von Mittel- und Westeuropa ist gut bekannt (vgl. CHALINE 1972; VAN DER MEULEN 1973; RABEDER 1981): sie läßt sich einerseits durch den A/L-Wert charakterisieren, der die relative Verlängerung des Anteroconid-Komplexes anzeigt, andererseits in der zunehmenden Komplexität des Kauflächenbildes, indem im Vorderabschnitt zusätzliche Synklinalen und Antiklinalen eingebaut werden. Die hohe Polymorphie der biharischen *Microtus*-Vertreter ist auf die verschiedenen Möglichkeiten zurückzuführen, die zum Zwecke der Kauleistungssteigerung bei den einzelnen morphodynamischen Linien durchgespielt werden.

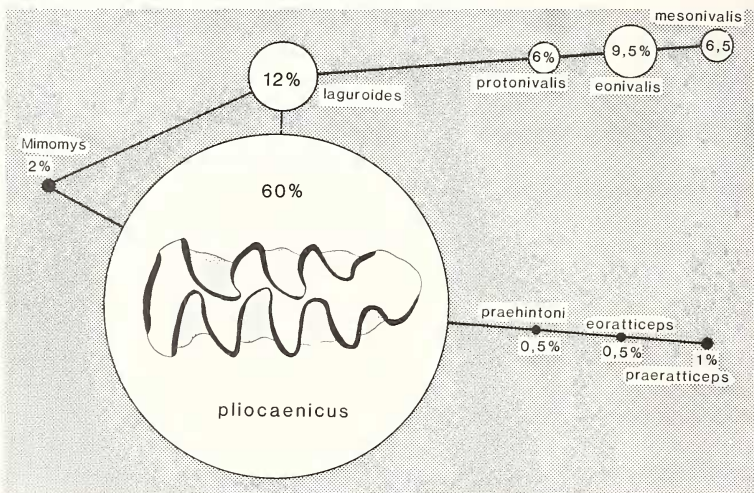


Abb. 2. Morphotypenspektrum des M_1 von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld

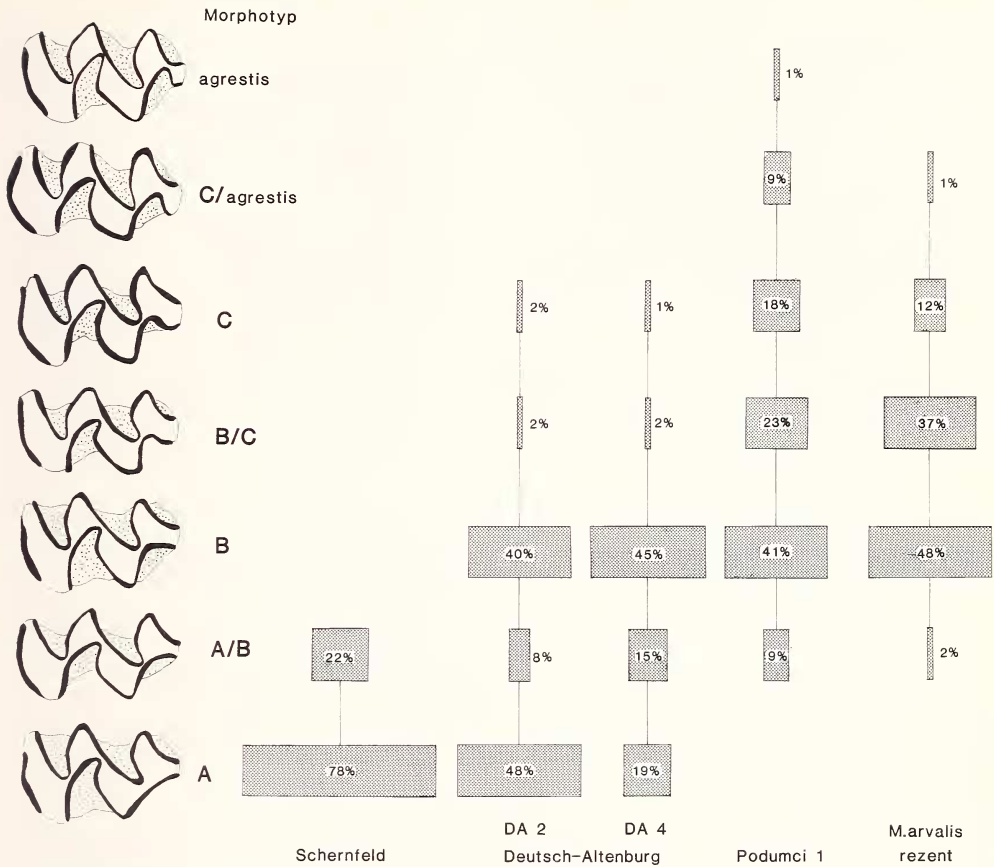


Abb. 3. Morphotypenspektren des M^2 (sin.) von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld und von vier verschieden alten *Microtus*arten

Jede *Microtus*-„Population“ ist – dem morphodynamischen Konzept entsprechend – durch ein morphodynamisches Schema und durch das Frequenzspektrum dokumentierbar. Die Evolution äußert sich in einer allmählichen Verschiebung von Morphotypenfrequenzen zugunsten progressiver Typen. Auch innerhalb relativ kleiner Zeitspannen ist diese Morphodynamik erkennbar wie z. B. zwischen den Faunen von Deutsch-Altenburg 30 A und 2 C₁ (s. MAIS und RABEDER 1984, Abb. 2–3).

Aus der basalen M_1 -Morphodynamik von *Microtus* ist zu schließen, daß bei einer eventuellen Stammform durchweg ursprünglichere Morphotypenverhältnisse vorliegen, daß aber die Polymorphie schon angedeutet sein könnte. Bei *Mimomys tornensis* aus Schernfeld sehen wir diese Voraussagen tatsächlich voll bestätigt. Das morphodynamische Schema enthält mit den Primitivtypen „*Mimomys*“ und „*praemalezi*“ zwei Formen, die bei adulten M_1 von *Microtus pliocaenicus* nicht mehr aufscheinen, während andererseits moderne Morphotypen wie „*nivalinus*“, „*praearvalidens*“, „*ratticeps*“ bei *Mimomys tornensis* noch nicht auftreten. Hervorzuheben ist aber, daß immerhin die nivalis-Linie bis „*mesonivalis*“ und die *ratticeps*-Linie bis „*praeratticeps*“ vorangetrieben worden war. Das bedeutet aber auch, daß der sog. „*Microtus*-Schritt“ (d. h. die Abtrennung der Triangel T 4 und T 5 durch die progressive Sl 3) ein sehr altes morphodynamisches Bestreben ist, das schon bei bewurzelten Vorläufern beobachtbar ist, aber erst im Mittelpleistozän zum dominanten Merkmal wird.

Tabelle 1

M₁-Länge (mm) und A/L-Werte von *Mimomys tornensis* und verschiedenen *Microtus*-Arten

Fundstelle	Species	M ₁ -Länge Mittelwert	A/L-Index	n
Podumci 1	<i>M. thenii</i>	2,70	47,9	178
Deutsch-Altenburg 4 B	<i>M. praebintoni</i>	2,68	45,1	200
Deutsch-Altenburg 2 C ₁	<i>M. pliocaenicus</i>	2,65	43,7	200
Deutsch-Altenburg 30 A	<i>M. pliocaenicus</i>	2,60	43,2	114
Schernfeld	<i>M. tornensis</i>	2,66	43,2	214

In den Morphotypenfrequenzen bestätigt sich die Voraussage noch besser: die Typen der basalen pliocaenicus-Gruppe dominieren bei *M. tornensis* mit 74 Prozent, bei *M. pliocaenicus* nur mehr mit 57 Prozent (DA 30 A) bzw. 51 Prozent (DA 2 C₁).

A/L-Index

Dieser durch VAN DER MEULEN (1973) eingeführte Index (s. Tab. 1) ist ein guter Indikator der Morphodynamik, wenngleich er nur über die mit der Komplexität einhergehende Verlängerung des Anteroconidkomplexes aussagt.

Der A/L-Index gibt das Verhältnis der Anteroconid-Länge (= Länge des mesialen Zahnabschnittes) zur gesamten Zahnlänge an (s. Abb. 1) nach der Formel

$$A/L = \frac{a \cdot 100}{L}$$

M₂, M₃ und M¹

Auch die Kauflächen dieser Molaren zeigen im Biharium eine wenn auch viel langsamere Morphodynamik (vgl. MALEZ und RABEDER 1984, Abb. 18–20). Die entsprechenden Molaren von *Mimomys tornensis* gehören zu 100 Prozent den primitivsten Morphotypen an, d. h. daß beim M₂ und M¹ Morphotyp A 1 bzw. A und beim M₃ der Morphotyp pliocaenicus allein auftritt.

M²-Kaufläche

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir beim M². Auch hier dominiert der ursprünglichste Morphotyp A (ohne S1 3); die im Biharium einsetzende Morphodynamik mit Frequenzverschiebungen zu Morphotypen mit tiefer S1 3 läßt sich nach den 22 Prozent des Übergangstypus A/B schon erahnen (Abb. 3).

M³-Kaufläche

Das M³-Kauflächenbild des biharischen *Microtus* steht dem M₁ in der morphologischen Dynamik kaum nach. Seine Bedeutung für Taxonomie und Systematik ist aber geringer, weil Parallelevolutionen noch häufiger auftreten als beim M₁ und daher die phylogenetischen Zusammenhänge noch schwieriger zu erkennen sind.

Im Niveau von Deutsch-Altenburg 2 ist die M³-Kaufläche schon hochpolymorph (s. RABEDER 1981, Abb. 133); ihre Entwicklung im Biharium ist (wie beim M₁) durch Frequenzverschiebungen von primitiven „simplex-Formen“ zu progressiven Morphotypen (z. B. „gregalis“, „arvalis“ etc.) geprägt (s. MALEZ und RABEDER 1984).

Die Forderung, daß sich eine Ahnenform von „*Allophaiomys*“ morphodynamisch auch

Morphotyp eosimplex

Die Kaufläche besteht aus dem breiten Lobus anterior, dem mit diesem konfluent verbundenen T 2 und dem nicht gegliederten Metacon-Talon-Komplex. Drei tiefe (Sb 1, Sb 2 und Sl 2) und 2 seichte (Sl 3 und Sb 3) Synklinalen schnüren das Dentinfeld ein, aber nur zwischen T 2 und T 3 ist es halsartig eingengt. Die Hinterkappe kann eine Insel tragen (= „eosimplex mit Insel“) (Abb. 4).

Morphotyp eo-oconomus

Definition: Wie eosimplex, aber mit einer wenig markanten Ab 4 und einer seichten Sb 4; eine Sl 4 kann angedeutet sein. Im Unterschied zu „prot-oconomus“ bleibt die Sl 3 seicht (Abb. 4).

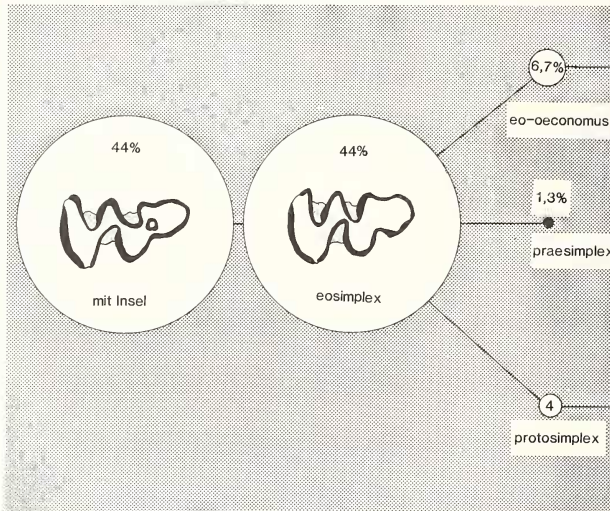


Abb. 5. Morphotypspektrum des M³ von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld

Morphotyp protosimplex

Definition: Wie eosimplex, aber Sl 3 bis zur Zahnmitte vertieft. Im Unterschied zu prosimplex ist die Sl 3 nicht postvergent. Keine Sl 4 (Abb. 4).

Das Frequenzspektrum (Abb. 5) von *Mimomys tornensis* zeigt ein Überwiegen des Morphotyps eosimplex (zur Hälfte noch mit Insel), während bei *Microtus pliocaenicus* schon die „simplex-Typen“ dominieren.

Die morphodynamische Entwicklung des M³ bleibt schon in diesem Zeitbereich (Ältestpleistozän) hinter der M₁-Evolution deutlich zurück.

Die Entstehung der Wurzellosigkeit

Wurzellose Arvicoliden-Molaren treten ab dem Oberpliozän (Villanyium) in immer höheren Prozentsätzen in den Kleinsäugerfaunen auf. Diese Tendenz läßt sich bis in das Jungpleistozän verfolgen, wo schließlich wie heute die wurzellosen Molaren mit 90–100 % dominieren. Das mit der „Reduktion der Wurzeln verbundene Zustandekommen eines fort dauernden Wachstums“ wird allgemein als ein bedeutender Selektionsvorteil gewertet;

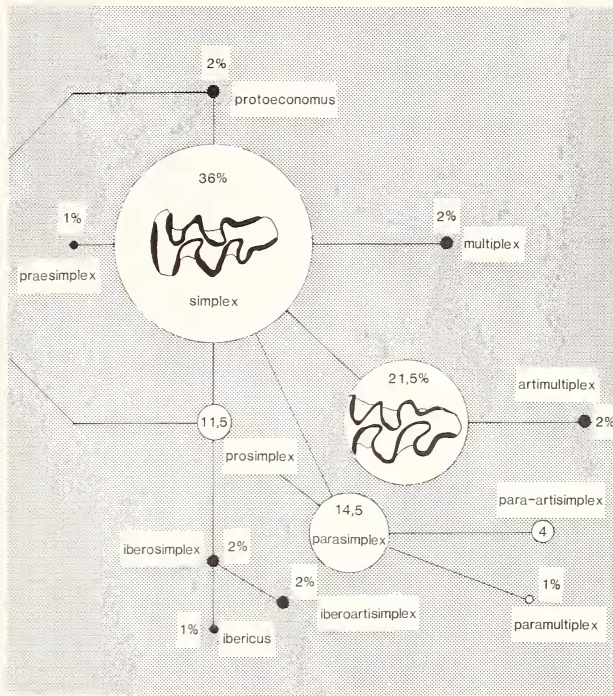


Abb. 6. Morphotypenspektrum des M^3 von *Microtus pliocaenicus* aus Deutsch-Altenburg 2 C_1

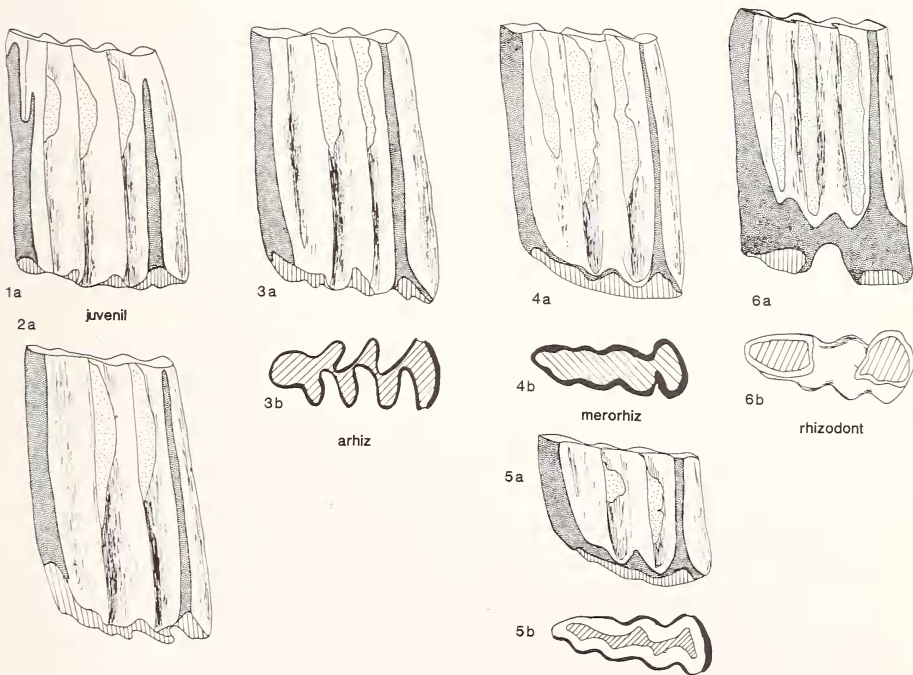


Abb. 7. Wurzelbildungsstadien der Molaren von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld. Dargestellt sind linke M_1 in Buccalansicht (a) und von basal (b). 1 und 2: Zwei Juvenilstadien; 3: adult, wurzellos; 4: adult, merorhiz; 5: senil, merorhiz; 6: adult, bewurzelt

das Entstehen der Wurzellosigkeit wird dabei so gedeutet, daß die Bildung von Wurzeln ontogenetisch immer weiter hinausgezögert wird und schließlich unterbleibt.

„Was an diesem Vorgang im Augenblick schwer zu erklären ist, ist das vollständige Fehlen jeder Spur von Übergangsformen, noch mehr von Übergangspopulationen zwischen Wurzelzähnern und Säulenzähnern“ (KRETZOI 1969: 179).

Daß Übergangsformen bisher nicht bekannt waren, lag offensichtlich daran, daß die Vorstellungen über diese Zwischenformen falsch waren. Das Material von Schernfeld zeigt nun deutlich, daß der Übergang vom bewurzelten zum wurzellosen Stadium nicht abrupt erfolgt, sondern auch auf diesen Merkmalskomplex eine allmähliche, graduelle Evolution einwirkt: das ist an den isolierten Molaren von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld zu erkennen. Folgende „Wurzelbildungs“-Stadien können unterschieden werden:

1. Juvenil (Abb. 7, Fig. 1–2). Die Spitzen der Linea sinuosa sind noch nicht (oder noch nicht alle) von der Abkautung erfaßt, die Zahnbasis ist offen.

Als Linea sinuosa (RABEDER 1981) wird die Grenzlinie zwischen Schmelz und Dentin an den Seitenflächen hochkroniger Zähne bezeichnet. An ganz bestimmten nach außen vorspringenden Teilen (Antiklinalen) der Zahnkrone entwickeln sich bei den bewurzelten Arvicoliden-Molaren gegen die Occlusalfläche gerichtete Einbuchtungen (Sinus und Sinuide genannt), so daß schmale schmelzfreie Streifen entstehen, an denen die Ligamenta obliqua ansetzen können. Dies ist notwendig, weil die Wurzeln bei sehr hochkronigen Molaren ontogenetisch so spät gebildet werden, daß die Zähne im Kiefer zu wenig Halt fänden.

Wurzellose Molaren zeigen an den seitlichen Prismenflächen schmale, schmelzfreie Streifen, die auf die Verlängerung der Sinuide (M inf.) und Sinus (M sup.) zurückgehen. Nur an juvenilen Molaren lassen sich die Spitzen dieser Sinusbildungen erkennen.

2. Arhiz (Abb. 7, Fig. 3) = wurzellos. Alle Hauptsinus bzw. Hauptsinuide der Linea sinuosa sind von der Abkautung völlig erfaßt, so daß die Sinus und Sinuide als durchlaufende Dentinstreifen erscheinen. Schmelzbasis offen, d. h. eine Wurzelbildung ist auch in Ansätzen nicht erkennbar. Die Molaren des arhizen Stadiums stimmen mit Ausnahme der meist großen Kronenhöhe mit *Microtus*-Molaren überein.
3. Merorhiz (von griech. meros = Teil und rhiza = Wurzel, bezugnehmend auf die erst teilweise erfolgte Wurzelbildung) (Abb. 7, Fig. 4–5). Die Hauptsinusbildungen verlaufen wie beim arhizen Stadium als Dentinbänder, aber die Schmelzbasis ist zumindest an einigen Stellen bereits abgeschlossen, was zur Einleitung der Wurzelbildung notwendig ist. Diese ist aber nur in so geringem Ausmaß erfolgt, daß die Pulpahöhle basal noch einheitlich ist.

Daß das merorhize Stadium auch bei senilen Individuen anhält, zeigen stark abgekaute Molaren, wie sie die Abb. 7, Fig. 5 wiedergibt.

Obwohl die Kronenhöhe schon wesentlich kleiner ist als die Kronenlänge, ist eine Wurzelbildung nicht erfolgt, die Pulpahöhle ist einheitlich.

4. Rhizodont bewurzelt (Abb. 7, Fig. 6). Die Wurzelbildung ist zumindest so weit erfolgt, daß die Pulpahöhle schon zweigeteilt ist.

Sowohl aus der Existenz von stark usierten Molaren des merorhizen Stadiums als auch aus der Häufigkeitsverteilung der Stadien im Schernfelder Material läßt sich ableiten, daß das merorhize Stadium eine echte Zwischenstufe zwischen den bewurzelten *Mimomys*- und den wurzellosen *Microtus*-Molaren darstellt.

Tabelle 2

Häufigkeitsverteilung der Wurzelbildungsstadien von *Mimomys tornensis* von Schernfeld

Stadium	n	%
juvenil	23	9,5
arhiz	46	19,2
merorhiz	147	61,3
rhizodont	24	10
	240	100,0

Vergleicht man das Schernfelder Material in bezug auf die Häufigkeit der Wurzelbildungsstadien mit jüngeren Faunen, in denen *Mimomys tornensis* zusammen mit „*Allophaiomys*“ auftritt, z. B. mit Kamyk, Deutsch-Altenburg 3 und 10, Villany 5, kommt man zur Vermutung, daß sich die Frequenzen allmählich zur Arhizie hin verschieben, so daß etwa im Niveau von Villany 5 die wurzellosen Molaren (als *Microtus deucalion* bestimmt) etwa 50 % erreicht haben:

In der Fauna von Kamyk stellte KOWALSKI (1960) 29 wurzellose Molaren (13 M_2 und 16 M^3) zu *Allophaiomys* und 29 bewurzelte Molaren (18 M_1 und 11 M^3) zu *Mimomys* sp. Ähnliche Verhältnisse werden aus den jungvillanyischen Faunen von Kolinany 3 und Včelare 3 B gemeldet (FEJFAR und HORACEK 1983): 22 und 31 *M. tornensis*-Molaren stehen 8 bzw. 34 *Allophaiomys*-Funden gegenüber.

Es sei hier auf die Schwierigkeit hingewiesen, die dann entsteht, wenn die artliche Bestimmung lediglich auf den M_1 beruht. Bei noch jüngeren Faunen nahe der Villanyium-Biharium-Grenze wird die Entscheidung, ob *Mimomys tornensis* noch vorliegt, erschwert, weil *Mimomys pusillus* im Kauflächenbild große Affinität zu *M. tornensis* erreichen kann, während die Unterscheidung nach dem M^3 leichter möglich ist. Ich unterlag auch dieser Täuschung: *Mimomys tornensis* kommt aber in den Faunen von Deutsch-Altenburg 2 C₁ und 4 B nicht vor und ist aus den Faunenlisten zu streichen (vgl. RABEDER 1981).

Schmelzstrukturen

Zu den stärksten morphodynamischen Veränderungen, denen die Gattung *Microtus* unterlag, gehört die Reduktion des Tangentialschmelzes in den leeseitigen Abschnitten des Schmelzbandes (vgl. VON KOENIGSWALD 1980; RABEDER 1981, 1984).

Das Schmelzband von *Microtus pliocenicus* ist mesoknem: d. h. lee- und luvseitige Schmelzbandabschnitte sind etwa gleich dick. Im Laufe des Bihariums kommt es zu einer schwachen Verringerung des Tangentialschmelzes, zuerst zum pityknemen und schließlich zum microtoknemen Schmelzmuster, bei dem überhaupt kein Tangentialschmelz mehr gebildet wird. Weil an den leeseitigen Schmelzbandabschnitten außerdem auch der Radialschmelz bis auf einen dünnen Rest reduziert wird, verlieren die Lee-Abschnitte ihre Funktion als Schneidekanten (s. KOENIGSWALD 1980).

Funktionsmorphologisch läßt sich dies so deuten: Der Verlust der Hälfte aller Schneidekanten wird durch das raschere Höhenwachstum, wie es durch die Erreichung der Wurzellosigkeit nun möglich ist, kompensiert, d. h. daß die halbe Anzahl der Schneidekanten zumindest die gleiche Kauleistung erbringen muß. Daß dieses Ziel nur allmählich erreicht wird und einschneidende Veränderungen im Kauflächenbild erfordert, wird im folgenden gezeigt.

Triangelform

Ein *Microtus*-Molar unterscheidet sich von dem entsprechenden Backenzahn einer *Mimomys*-art nicht nur durch die Wurzellosigkeit, im Schmelzmuster und im Einbau zusätzlicher Elemente (speziell beim M_1 und M^3), sondern auch in der Gestalt der Dentindreiecke, auch Triangel genannt. Triangel entstehen durch die alternierend das Dentinfeld einschnürenden Buccal- und Lingualsynklinalen; ihre Anordnung ist ursprünglich durch den Bauplan der Cricetiden-Molaren determiniert worden. Obwohl die Entwicklung der Triangelform bzw. der verschiedenen Schmelzbandabschnitte sowie die dahintersteckende Biomechanik durch VON KOENIGSWALD (1980 und 1982) ausführlich diskutiert wurde, muß dieser Fragenkomplex hier noch einmal aufgerollt werden, weil sich durch den Zuwachs an Erkenntnissen neue Aspekte der Biomechanik ergeben haben.

Die Kauflächen der Arvicoliden-Molaren können in ihrer Wirkungsweise mit Raspeln verglichen werden, die längs der Kieferachse gegeneinander hin- und herbewegt werden. Als Schneidekanten fungieren die schräg oder senkrecht zum Kaudruck orientierten

Schmelzbandabschnitte. Die Kauleistung eines Molaren hängt direkt von der Länge seiner Schneidekanten, aber auch von ihrer Schrägstellung zur Kaudruckrichtung ab. VON KOENIGSWALD (1982: 253) begründet die Schrägstellung der Schneidekanten mit einer günstigen Auslastung der Kaumuskel, die nur einen Teil der Kraft aufzubringen haben, die erforderlich wäre, wenn die gesamte Länge einer Schneidekante zugleich schneiden würde. Die Morphodynamik der *Microtus*-Molaren zeigt aber, daß diese Interpretation zumindest für wurzellose Molaren nicht ausreicht, da an ihnen eine zunehmende Tendenz zur Transversalstellung bestimmter Schmelzbandabschnitte zu erkennen ist.

Die Kauarbeit, die ein Molar insgesamt zu leisten imstande ist, hängt einerseits von der Effizienz der Kaufläche, andererseits von der Hypsodontie ab. Beide Merkmalskomplexe werden außerdem von physiologischen Faktoren (z.B. von Wachstumsgeschwindigkeit bzw. Bereitstellung des Schmelz- und Dentinmaterials) bestimmt, weshalb die Optimierung der Kauleistung als komplexer Vorgang zu betrachten ist.

Solange das Wachstum der Molaren durch die Wurzelbildung beschränkt ist (*Mimomys*-Stadium), wird die Steigerung der Kauleistungen von folgenden Evolutionstendenzen getragen:

Steigerung der Hypsodontie. Eine Zunahme der Hypsodontie ist bei fast allen Arvicoliden des Pliozäns bemerkbar; sie läßt sich an der Evolution der Linea sinuosa dokumentieren (vgl. RABEDER 1981). Je mehr die Kronenhöhe zunimmt, desto mehr Schmelz und Dentin stehen für den Abrieb beim Kauvorgang zur Verfügung und desto größer ist die Kauarbeit, die von einem Molar insgesamt geleistet werden kann; um so größer ist aber auch der Materialaufwand, den der Organismus für den Kauvorgang leisten muß.

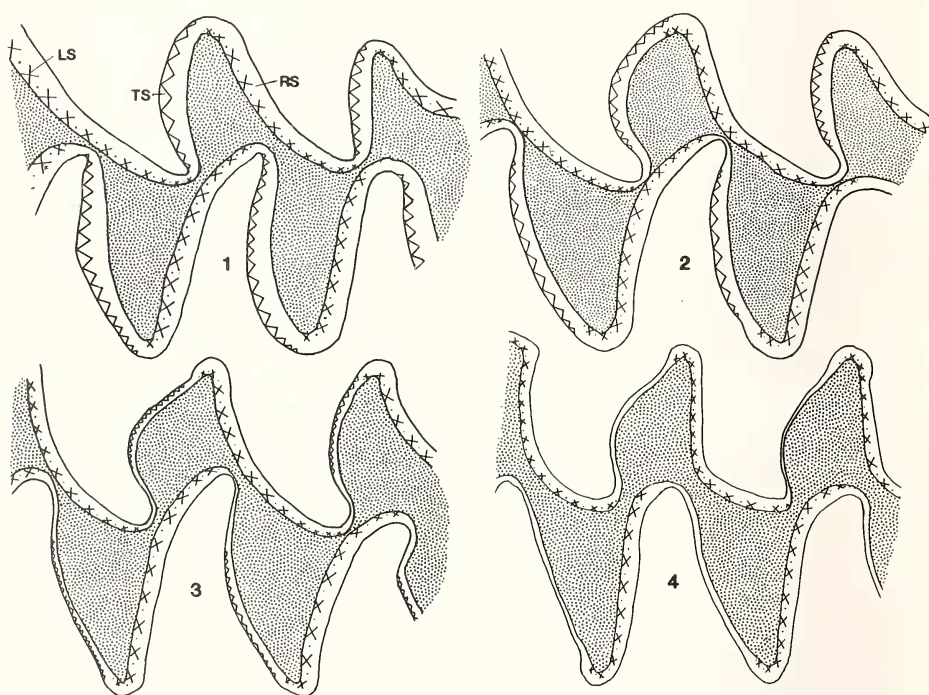


Abb. 8. Schmelzstrukturen und Triangelform von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld (Fig. 1), *Microtus pliocaenicus* aus Deutsch-Altenburg 2 (Fig. 2), *Microtus thenii* aus Podumci 1 (Fig. 3) und *Microtus arvalis*, rezent. Dargestellt sind die 4 Triangel T 1 bis T 4 eines linken M_1 . Signaturen: LS = Lamellenschmelz, RS = Radialschmelz, TS = Tangentialschmelz

Vertiefung und Vergenz der Synklinalen. Durch die Vertiefung und die Vorwärts-(Provergenz bei den *M. inf.*) bzw. Rückwärtskrümmung (*M. sup.*) der Synklinalen werden die luvseitigen Schmelzbandabschnitte (mit Lamellenschmelz) verlängert und die leeseitigen Schenkel (mit Tangentialschmelz) in eine Stellung gebracht, daß sie fast senkrecht zum Kaudruck ausgerichtet sind. Zusätzlich kommt es meist zu einer starken Krümmung (konvex gegen Lee) dieser Schmelzbandabschnitte. Geschlossene Triangel sind das Endergebnis dieser Entwicklung.

Schmelzbandverdickung. In zahlreichen *Mimomys*-Linien ist weiter ein Trend zur Verdickung des Tangentialschmelzes zu beobachten. Transversalstellung, Krümmung und Schmelzverdickung können als wesentliche Verbesserungen der Lee-Abschnitte gedeutet werden; vielleicht soll damit eine Angleichung an die höhere Abriebfestigkeit der Luv-Abschnitte erreicht werden, da offensichtlich Schmelzbandabschnitte mit Lamellenschmelz eine höhere Widerstandsfähigkeit besitzen als solche mit Tangentialschmelz. Ab dem Erreichen der Wurzellosigkeit stellen sich neue Optimierungsbedingungen ein, in dem die von der Konstruktion her schwächeren Lee-Abschnitte reduziert werden können.

Schmelzbandverdünnung. Die leeseitigen Schmelzbandabschnitte werden reduziert, indem der Tangentialschmelz kontinuierlich verdünnt wird – zuerst an den Triangeln, zuletzt an den Loben. Aber auch der Radialschmelz unterliegt einer Reduktion, bis ein nur ganz dünnes leeseitiges Schmelzband die Luv-Abschnitte verbindet. Diese Entwicklung ist an mehreren Arvicoliden-Linien (*Microtus*, *Arvicola*, *Lemmus*) zu beobachten. Bei *Lagurus* verschmälert sich auch das luvseitige Schmelzband (MALEZ und RABEDER 1984).

Revergenz der Synklinalen. Parallel mit der Reduktion der Lee-Schenkel kommt es zu einer Drehung der luvseitigen Schenkel in Richtung gegen den Kaudruck. Diesen Vorgang kann man auch als Zurückbiegung (= „Revergenz“) der Synklinalen sehen (s. Abb. 8). Diese Revergenz ist jedoch keine Umkehr der Evolution, sondern eine Reaktion auf die Veränderungen im Schmelzmuster. Durch Zurückbiegen des Synklinalscheitels werden die äußeren Teile der Luvschenkel immer steiler gegen den Kaudruck ausgerichtet, bis sie fast senkrecht zu ihm stehen. Die ursprünglich transversal stehenden Leeschenkel werden nach Luv gedreht, was aber für die Kauleistung belanglos ist, weil sie die Schneidefunktion verlieren. Durch den Winkel, den die lingualen Luv-Abschnitte mit den buccalen bilden, kann die Revergenz metrisch erfaßt werden. Besonders deutlich läßt sich die Revergenz an den ersten 3 Triangeln des M_1 erkennen. Dazu werden – am besten mit einem Drehtisch – die spitzen Winkel zwischen dem Luvschenkel des T 2 und den Luvschenkeln des T 1 und T 2 ermittelt (Abb. 9). Das arithmetische Mittel dieser beiden Winkel wird mit δ bezeichnet; es beträgt bei älteren *Mimomys*-arten wie z.B. *M. kretzoi* ca. 50° , bei *Microtus* verringert sich dieser Winkel allmählich, wie aus der Tabelle 3 deutlich hervorgeht. Wie zu erwarten, liegt *Mimomys tornensis* auch in diesem Merkmal zwischen dem primitiven *Microtus* und den älteren *Mimomys*-arten.

Die Revergenz der Synklinalen spielt auch bei der Morphodynamik des vorderen M_1 -Abschnittes eine wichtige Rolle, indem durch die Rückbiegung der Sb 3 die Triangel T 4 und T 5 voneinander getrennt werden (*Microtus*-Schritt); die Revergenz der Sb 4 ist beim *agrestis*-Schritt (Trennung der Triangel T 6 und T 7) beteiligt. Somit lassen sich auch diese – taxonomisch wichtigen – Evolutionsschritte funktionsmorphologisch erklären.

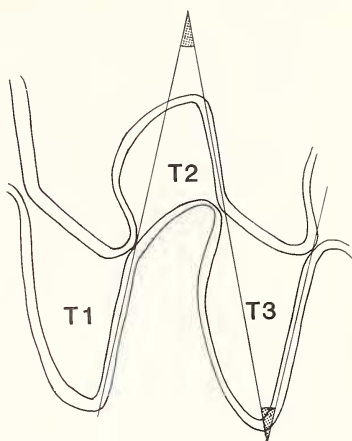


Abb. 9. Schema zur Ermittlung des Winkels δ zwischen den Luvschenkeln der Triangel T 1, T 2 und T 3 eines M_1 (sin.)

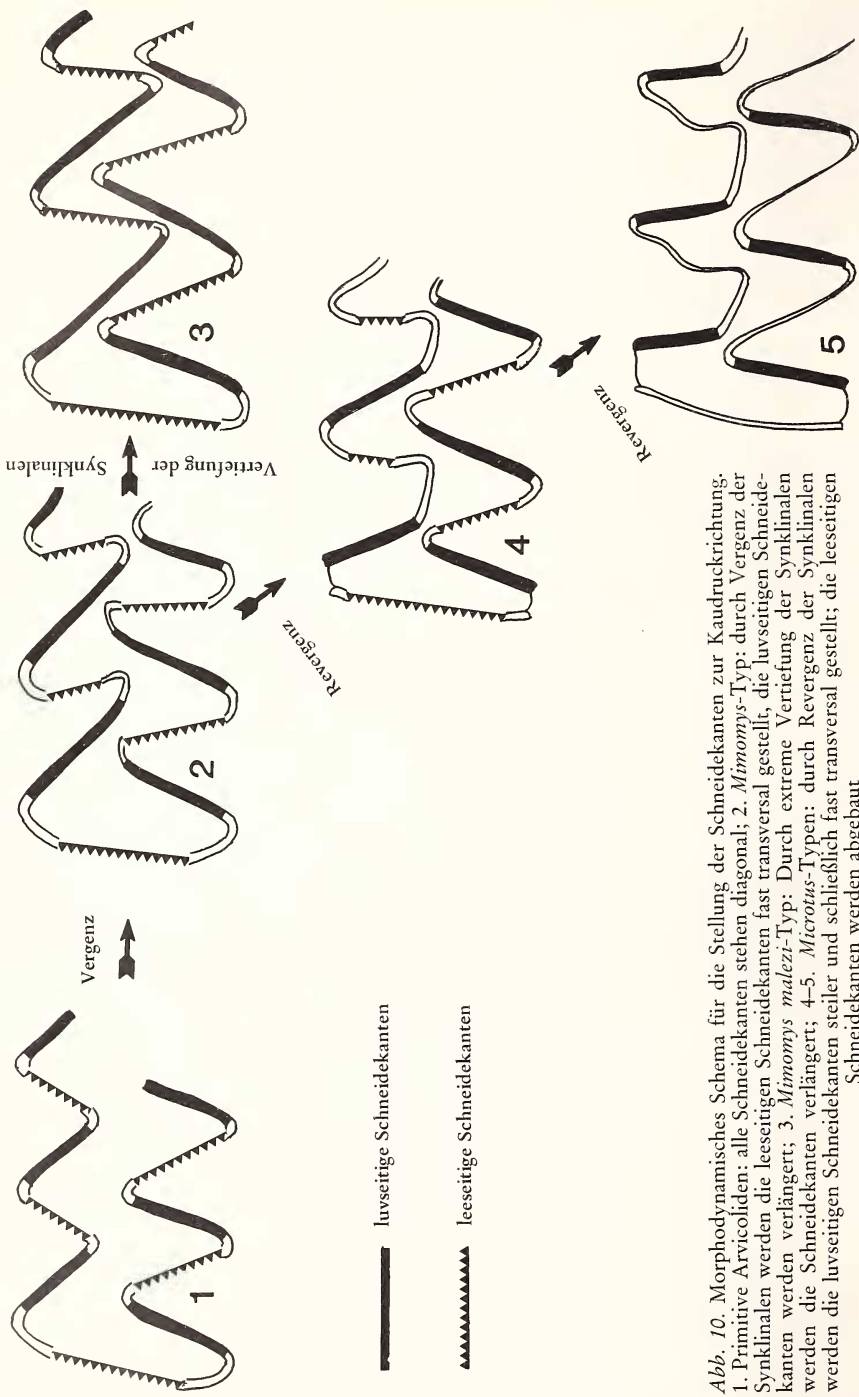


Abb. 10. Morphodynamisches Schema für die Stellung der Schneidekanten zur Kaudruckrichtung. 1. Primitive Arvicoliden: alle Schneidekanten stehen diagonal; 2. *Mimomys*-Typ: durch Vergenz der Synklinalen werden die leeseitigen Schneidekanten fast transversal gestellt; die lufseitigen Schneidekanten werden verlängert; 3. *Mimomys maclezi*-Typ: Durch extreme Vertiefung der Synklinalen werden die Schneidekanten verlängert; 4-5. *Microtus*-Typen: durch Revergenz der Synklinalen werden die lufseitigen Schneidekanten steiler und schließlich fast transversal gestellt; die leeseitigen Schneidekanten werden abgebaut

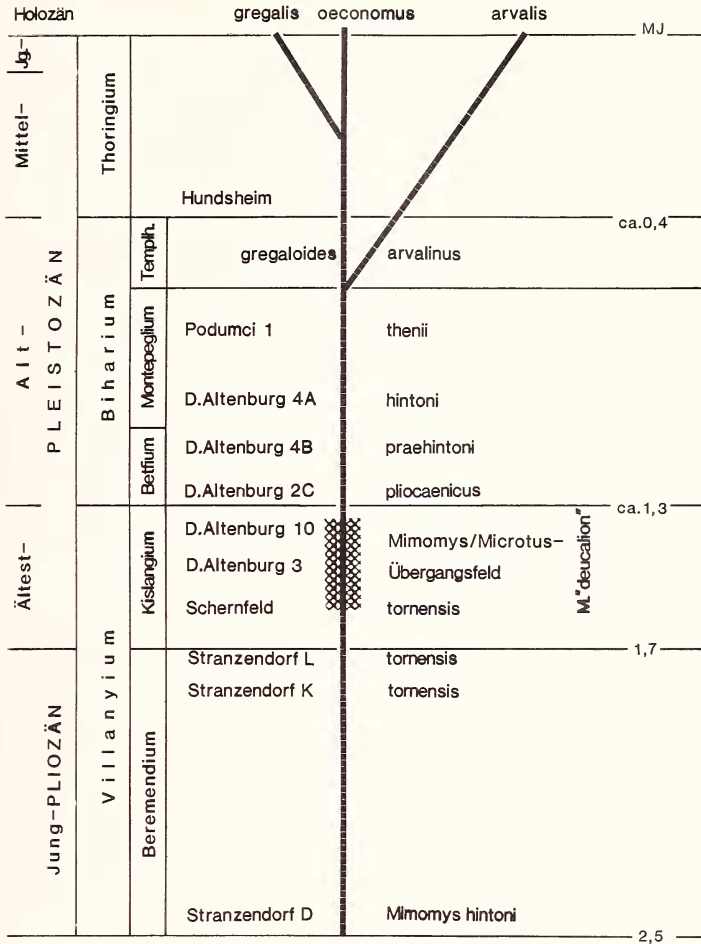


Abb. 11. Stratigraphische Stellung der hier behandelten Arvicolidenfaunen. Abk.: D. Altenburg = Deutsch-Altenburg; Jg. = Jung; Templh. = Templomhegyium

Tabelle 3

Delta-Mittelwerte verschiedener *Mimomys*- und *Microtus*-Arten

Art, Fundstelle, Alter	δ-Mittelwert
<i>Microtus arvalis</i> , NÖ., rezent	18°
<i>Microtus arvalinus</i> , Hundsheim, Mittelpleistozän	22°
<i>Microtus thenii</i> , Podumci 1, Jung-Biharium	24°
<i>Microtus pliocaenicus</i> , Deutsch-Altenburg 2, Alt-Biharium	30°
<i>Mimomys tornensis</i> , Schernfeld, Jung-Villanyium	43°
<i>Mimomys pitomyoides</i> , Schernfeld, Jung-Villanyium	51°
<i>Mimomys hintoni</i> , Stranzendorf D, Alt-Villanyium	44°
<i>Mimomys kretzoi</i> , Deutsch-Altenburg 20, Csarnotium	50°

Die vom *Mimomys*bauplan abweichende Triangelform von *Microtus* ist von funktionsmorphologischen Zwängen bestimmt, die sich durch die Umstrukturierung des Schmelzes ergeben. Von den biharischen *Microtus*arten kennen wir Übergangsformen (Abb. 8), die zwischen den Triangelformen von *Mimomys* und von *Microtus* vermitteln, so daß sich auch hier zeigt, daß *Mimomys tornensis* als Vorläufer von *Microtus* in Frage kommt.

Zement

Microtus-Molaren sind auch an den überaus mächtigen Zementeinlagerungen in den Synklinalen zu erkennen. Innerhalb der plio-pleistozänen *Mimomys*arten weist nur *Mimomys tornensis* ähnlich starke Zementanlagerungen auf.

Vergleich mit anderen Arvicoliden

Aufgrund der Merkmale, die man dem Vorläufer von *Microtus* zuerkennen muß, kommen alle plio-pleistozänen Arvicoliden, die sich dimensionell (*Kislangia*, *Dinaromys*, *Mimomys pliocaenicus*) oder im Schmelzmuster (*Cseria*, *Villanyia*, *Borsodia*, *Pliomys*, *Ungaromys*) in andere Richtungen weiterentwickeln, als Stammformen von *Microtus* nicht in Frage. Nach den geringen Dimensionen, dem pachyknemen Schmelzmuster und dem M_1 -Kauflächenbild bleibt nur die *Pusillomimus*gruppe über, mit der ein phylogenetischer Zusammenhang diskutiert werden muß, zumal ich ursprünglich der Meinung war, daß *Mimomys tornensis* dieser Gruppe angehört (RABEDER 1981).

Mimomys pusillus hat sich höchstwahrscheinlich während des Jungvillanyiums aus *Mimomys pitymyoides* entwickelt. Das Kauflächenbild des M_1 und des M^2 änderte sich durch die starke Vergenz v. a. der $Sl\ 2$ und die leeseitigen Synklinalschenkel krümmten sich und verdickten sich durch die Tangentialschmelzaufgabe. Dies sind Evolutionstendenzen, die der *Microtus*-Evolution zuwiderlaufen; dazu kommt die abweichende M^3 -Form von *M. pusillus* (Sb 1 sieht), weshalb *M. pusillus* mit Sicherheit als *Microtus*-Vorläufer auszuscheiden ist.

Alle Rückschlüsse, die aus der gut belegbaren Morphodynamik der altpleistozänen *Microtus*-Reihe gezogen werden können, deuten auf einen plio/pleistozänen Vorläufer hin, der dem aus mehreren europäischen Fundstellen bekannten *Mimomys tornensis* in allen Merkmalen entspricht.

Mimomys tornensis ist mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit der Vorläufer von *Microtus*.

Die Wurzellosigkeit der *Microtus*-Molaren ist nicht nur ein gutes taxonomisches Merkmal, sondern spielt eine so bedeutsame biologische und funktionsmorphologische Rolle, daß sie auch als entscheidendes systematisches Kriterium einer natürlichen Systematik gelten muß. Sie entstand nicht im Bereich einer Kladogenese, sondern während einer allmählichen graduellen Transformation, mit der *Mimomys tornensis* in *Microtus pliocaenicus* übergegangen ist.

Danksagung

Die hier vorgelegte Studie faßt Teilergebnisse von mehreren Forschungsprojekten zusammen, die vom „Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich“ finanziert wurden. Es sind dies die Projekte Nr. 2565 und 3428 unter dem Titel „Erdwissenschaftliche Forschungen im Karstgebiet des Pfaffenberges bei Bad Deutsch-Altenburg“ sowie das Projekt Nr. 4755 „Biostratigraphische Untersuchungen an der Tertiär-Quartär-Grenze in terrestrischen Ablagerungen“.

Für die Möglichkeit, die Arvicolidenfauna von Schernfeld bearbeiten zu können, danke ich sehr herzlich Herrn Prof. Dr. R. DEHM und Herrn Prof. Dr. V. FAHLBUSCH, München, sowie Herrn Prof. Dr. J. GROISS, Erlangen.

Zusammenfassung

Von der aus dem Altpleistozän gut bekannten basalen Evolution der Gattung *Microtus* wird auf ihren phylogenetischen Vorläufer im wurzelzahnigen Genus *Mimomys* geschlossen. Nach den Prinzipien der Morphodynamik, die hier dargelegt werden, läßt sich zeigen, daß die hohe Polymorphie der Molarenkaufflächen schon in der Stammart *Mimomys tornensis* ihren Ursprung genommen hat. Auch die Entstehung der Wurzellosigkeit, die Veränderungen der Triangelform und der Schmelzmuster konnten erfaßt und gedeutet werden.

Literatur

- CHALINE, J. (1972): Les rongeurs du Pléistocène Moyen et supérieur de France. Cah. Palaeont. 1–410.
- DEHM, R. (1962): Altpleistocäne Säuger von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont. hist. Geol. 2, 17–61.
- FEJFAR, O.; HEINRICH, W.-R. (1981): Zur biostratigraphischen Untergliederung des kontinentalen Quartärs in Europa anhand von Arvicoliden (Rodentia, Mammalia). Ecl. geol. Helv. 74, 997–1006.
- FEJFAR, O.; HORACEK, I. (1983): Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villanyium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der ČSSR. Schriftenr. geol. Wiss. 19/20, 111–207.
- HELLER, F. (1967): Die Wühlmäuse (Arvicolidae Gray, 1821) der altpleistozänen Säugetierfauna von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont. hist. Geol. 7, 201–203.
- KOENIGSWALD, W. VON (1980): Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicoliden (Rodentia). Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 539, 1–94.
- (1982): Zum Verständnis der Morphologie der Wühlmausmolaren (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia). Z. geol. Wiss. 10, 951–962.
- KORMOS, T. (1932): Neue Wühlmäuse aus dem Oberpliocän von Puspöckfördö. Neues Jb. Min., Beil.-Bd. 69 B, 323–346.
- KRETZOI, M. (1969): Skizze einer Arvicoliden-Phylogenie – Stand 1969. Vertebr. Hung. 11, 155–193.
- MAIS, K.; RABEDER, G. (1984): Das große Höhlensystem im Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) und seine fossilen Faunen. Die Höhle 35, 213–230.
- MALEZ, M.; RABEDER, G. (1984): Neues Fundmaterial von Kleinsäugetern aus der altpleistozänen Spaltenfüllung Podumci 1 in Norddalmatien (Kroatien, Jugoslawien). Beitr. Paläont. Österr. 11, 439–510.
- MEULEN, A. J. VAN DER (1973): Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orvieto Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). Quaternaria 17, 1–144.
- RABEDER, G. (1972): Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). Ann. Naturhist. Mus. 76, 375–474.
- (1981): Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. Beitr. Paläont. Österr. 8, 1–373.
- (1982): *Mimomys malezi* n. sp., ein neuer Arvicolide (Rodentia) aus dem Altpleistozän von Dalmatien. Beitr. Paläont. Österr. 10, 1–13.

Anschrift des Verfassers: Univ.-Prof. Dr. GERNOT RABEDER, Institut für Paläontologie der Universität Wien, Universitätsstr. 7, A-1010 Wien